DESARROLLO Y ANATOMIA DEL FRUTO DEL JOBO

(Spondias nombin L.*)*

Por

NUBIA B. DE LOZANO*

RESUMEN

Se estudió la diferenciación de los tejidos a través del proceso de formación del fruto, se describen y caracterizan siete estadios de desarrollo.

INTRODUCCION

Numerosos trabajos sobre el desarrollo y la anatomía de frutos tropicales han sido publicados en los últimos años. ROTH (1977) suministra información básica sobre los frutos de las angiospermas. Entre los estudios anatómicos de frutos utilizados en Colombia para alimentación se pueden mencionar los de ROTH & LINDORF (1971 a, 1971 b, 1972 a y 1972 b) en *Theobroma cacao, Coffea arabiga, Achras zapota* y *Citrus;* ROTH & CLAUSNITZER (1972) en *Carica papaya* y VALENCIA (1986) en *Physalis peruviana.*

En este trabajo se estudia la diferenciación y la estructura interna del fruto del jobo *(Spondias mombin),* una anacardiácea nativa, común en climas cálidos, apropiada para la reforestación de suelos pobres donde prospera bien, cuyos frutos acídulos y agradables constituyen un alimento importante de la fauna silvestre y son utilizados en la fabricación de bebidas refrescantes (ROMERO, 1961, 1985). Hace parte del proyecto de investigación "Estudio anatómico y de los procesos de crecimiento y maduración de frutos de la flora colombiana de importancia económica", auspiciado por la Universidad Nacional y COLCIENCIAS.

* Departamento de Biología, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá.

MATERIALES Y METODOS

Flores y frutos en diversos estadios de desarrollo fueron coleccionados en Codazzi (Cesar) y Nilo (Cundinamarca), fijados en FAA y luego preservados en alcohol de 70°. Se realizaron cortes a mano libre y micropreparados permanentes siguiendo la técnica de ROTH (1965). Se efectuaron las pruebas corrientes para grasa, cutina, suberina, lignina, pectina, taninos, resinas y almidones.

RESULTADOS

Después de la polinización las flores masculinas caen y comienza el proceso de formación del fruto a partir del ovario. Probablemente el tipo de polinización de las flores perfectas y femeninas (DE LOZANO, 1986) incide directamente en el bajo número de frutos que se obtienen por inflorescencia, ya que no obstante presentar ésta elevado número de flores, cerca de mil, apenas se alcanza un máximo de treinta frutos por inflorescencia.

Otros factores que pueden afectar la formación del fruto son: el polen anómalo y estéril producido por las flores femeninas que no ocasiona fecundación, este polen se observó en el estigma de las flores perfectas y femeninas donde no forma tubo polínico. A los estigmas de las flores llega polen fértil que germina, pero no ocurre fecundación debido a la presencia de rudimentos seminales atrofiados en los carpelodios que llevan estas flores.

Formación del fruto.

En el proceso de formación del fruto de *Spondias mombin,* se pueden reconocer siete estadios caracterizados tanto por cambios histológicos como funcionales.

Estadio 1. Ovario después de la fecundación.

El ovario está formado por cinco carpelos que se unen determinando la existencia de cinco lóculos, cada uno con un primordio seminal apótropo; no alcanza a un milímetro de diámetro y tiene cinco costillas prominentes. (Fig. 1 a). Presenta cerca de trece capas de células, incluidas la epidermis externa e interna.

Las células epidermales externas son algo alargadas en dirección anticlinal y cubiertas por una cutícula delgada; las células de la epidermis interna son más pequeñas y tienden a alargarse en sentido periclinal, las recubre una cutícula tenue. Las células del mesófilo son isodiamétricas, ricas en cloroplastos, tienen paredes delgadas. Cada carpelo está irrigado por un haz dorsal, dos laterales y dos ventrales, todos los haces conductores son colaterales. Los haces dorsales están separados de la epidermis externa por dos o tres capas de células de parénquima. Sólo los haces dorsales llevan un canal resinífero en el floema.

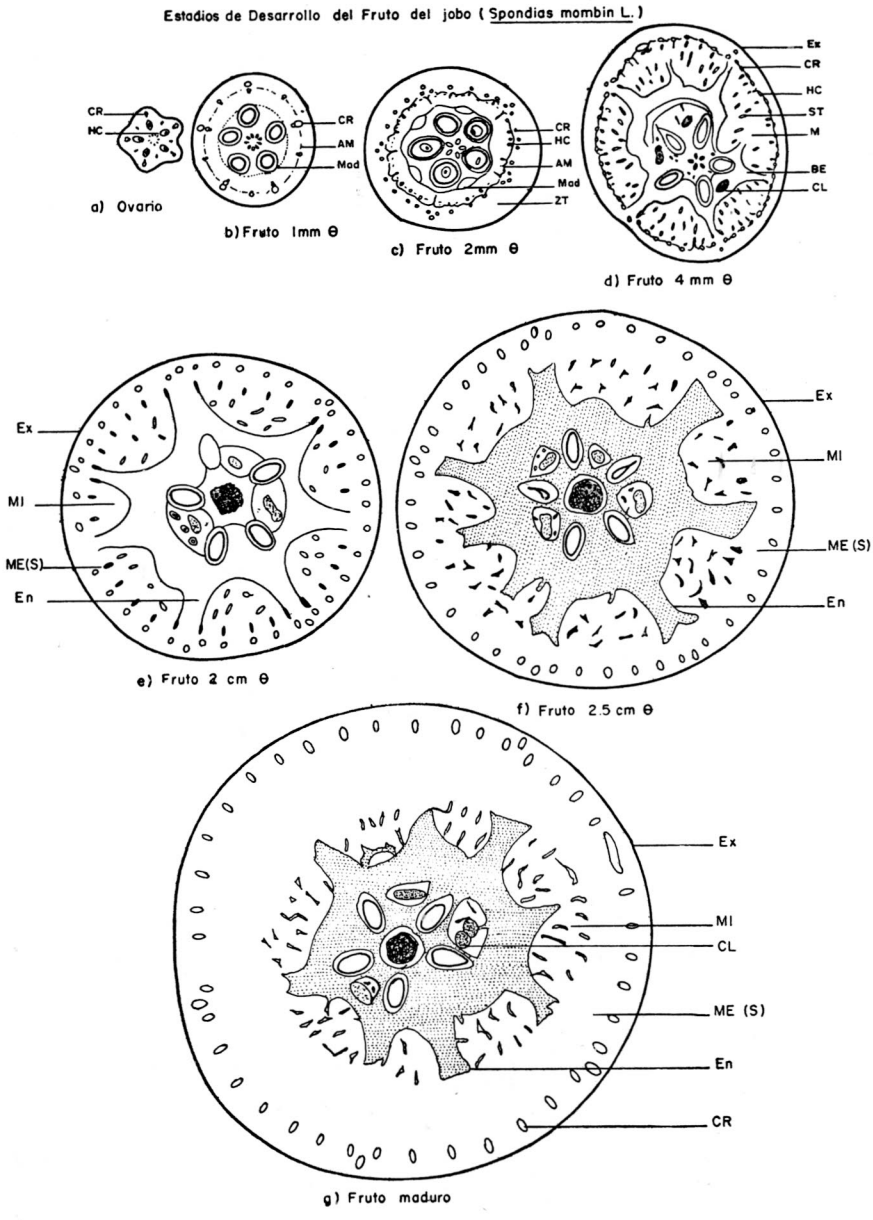

FIGURA 1. Estadios de desarrollo del fruto. CR = canal resinífero, HC = haz conductor, AM = anillo meristemático, Mad = meristemo adaxial, ZT = zona de taninos, Ex = exocarpio, ST = saco tanífero, CL = cavidad lisígena, MI = mesocarpio interno, ME(S) = mesocarpio externo o sarcocarpio, En = endocarpio.

La dorsiventralidad del carpelo se expresa por las diferencias existentes en el tamaño y forma de las células de la epidermis externa comparadas con las de la epidermis interna; y por la diferencia de tamaño entre las células de parénquima, siendo de mayor tamaño las células externas.

Después de la fecundación se inicia la actividad mitótica en todo el ovario. La epidermis externa se divide en dirección anticlinal; la interna, en dirección periclinal; frente a los septos las cédulas de parénquima se dividen en varias direcciones (Fig. 2).

Estadio 2. Fruto de 1.0-1.9 cm de diámetro.

Los frutos de un milímetro de diámetro aparecen ya de contorno circular, las costillas existentes en el ovario desaparecieron como consecuencia de las divisiones en varias direcciones que experimentaron las células de parénquima localizadas frente a los septos.

Continúan las divisiones en sentido anticlinal en la epidermis externa, los estratos hipodermales se dividen lentamente en dirección anticlinal, periclinal u oblicua y al igual que la epidermis externa mantienen este comportamiento hasta muy avanzado el desarrollo del fruto.

La epidermis interna se divide en dirección periclinal, las capas hipodermales internas lo hacen en sentido periclinal, aunque unas pocas se dividen en sentido anticlinal, integran junto con la epidermis interna el meristemo adaxial (ROTH, 1977). (Fig. 3).

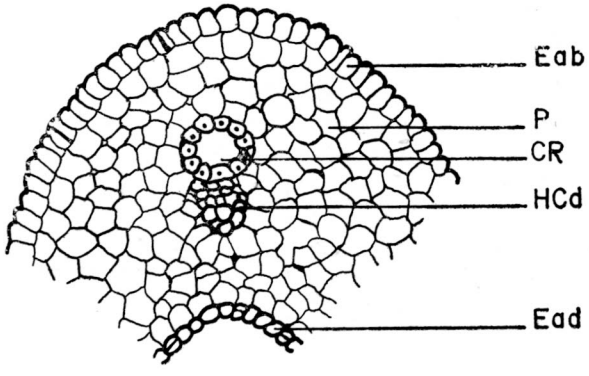

FIGURA 2. Corte transversal del ovario después de la fecundación. Eab = epidermis abaxial, P = parénquima, CR = canal resinífero, HCd = haz conductor, Eab = epidermis adaxial. x 400.

En la parte media del pericarpio comienza a formarse un anillo meristemático (Fig. 1 b) que genera haces conductores colaterales, los cuales llevan un canal resinífero esquizógeno o esquizolisígeno en el floema.

Según ENGLER (1896), citado por VENNING (1948), la formación de los canales resiníferos ocurre de la manera siguiente: divisiones longitudinales de la célula precursora, conducen a la formación de cuatro células, la lámina media se disuelve en el sitio de contacto de las cuatro células, que luego se dividen en dirección radial, al expandirse las células tangencialmente determinan la formación de la luz del canal. Las células parenquimáticas que rodean el canal se dividen en sentido periclinal, con relación a la luz del canal, y tienden a formar filas radiales, constituyendo una especie de vaina. En la formación de los canales esquizolisígenos parte de las células secretoras sufren lisis.

Cerca a los haces conductores son abundantes los sacos taníferos. Las células de parénquima conservan su distribución apretada, hay pocos espacios intercelulares.

En este estadio de desarrollo el pericarpio tiene cerca de veintidós capas de células, es decir, casi se ha doblado el número de capas existentes en el ovario, el tamaño del pericarpio es ahora mayor que el tamaño de los lóculos.

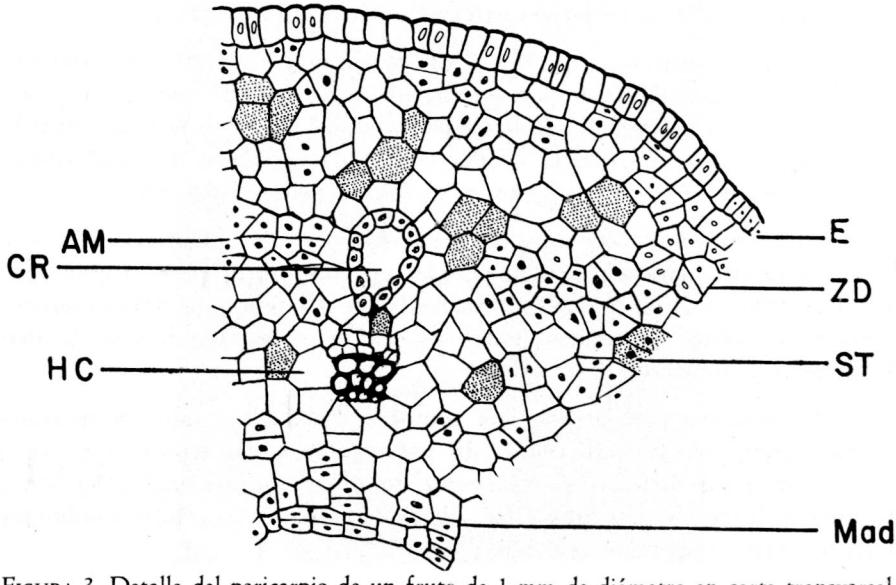

FIGURA 3. Detalle del pericarpio de un fruto de 1 mm de diámetro en corte transversal, muestra la zona de división en varias direcciones ZD, y el comienzo de la formación del hemisferio abaxial Mad y del anillo meristemático AM. CR = canal resinífero, HC = haz conductor, ST = saco tanífero. x 400.

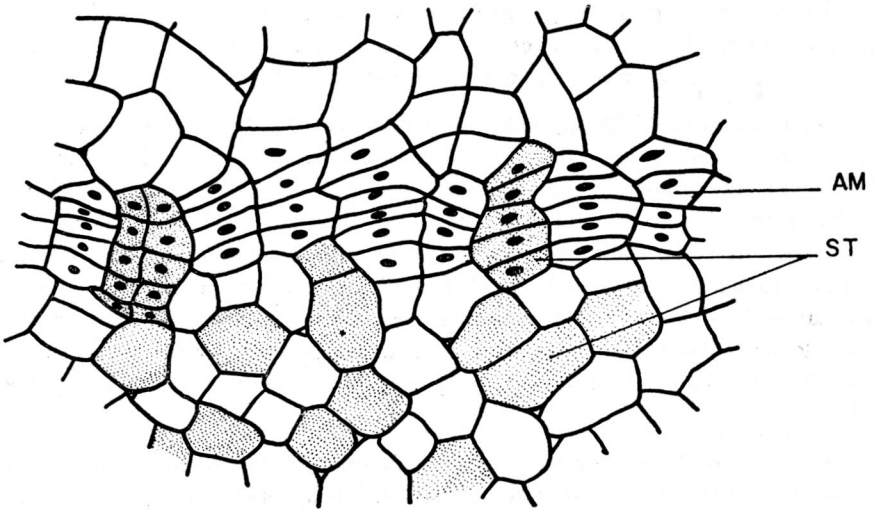

FIGURA 4. Formación del anillo meristemático, tanto las células perenquimáticas como los sacos taníferos se dividen en dirección periclinal. x 400.

Estadio 3. Fruto de 2.0-3.9 cm de diámetro.

En un fruto de dos milímetros de diámetro, el tamaño del pericarpio es el doble del tamaño de los lóculos, está formado por más de cincuenta capas de células incluidas la epidermis externa y la epidermis interna.

El anillo meristemático (Fig. 1 c) ha surgido mediante las divisiones periclinales de las células de parénquima provistas o no de taninos (Fig. 4), que origina filas radiales de células, a partir de las cuales se han diferenciado cerca de treinta y cinco haces conductores, cada uno lleva un canal resinífero esquizógeno o esquizolisígeno en el floema (Figs. 5 a y 5 b).

Las células de parénquima comprendidas entre la epidermis externa y el anillo meristemático presentan paredes gruesas, cloroplastos y gran cantidad de taninos (Fig. 5 c); las ubicadas hacia el interior del anillo meristemático son pobres en taninos; todas las células parenquimáticas se dividen lentamente y aumentan de tamaño.

El meristema adaxial adquiere contorno circular, ya que, en su constitución, participan también células del parénquima de los septos (Fig. 6 a); dichas células se dividen principalmente en dirección periclinal (Fig. 7 a), algunas en dirección anticlinal (Fig. 7 b), de modo que las células resultantes forman entre sí ángulos cercanos a los 90°.

La epidermis interna se divide en dirección periclinal, unas pocas células se dividen en dirección anticlinal y contribuyen al aumento del tamaño de los lóculos.

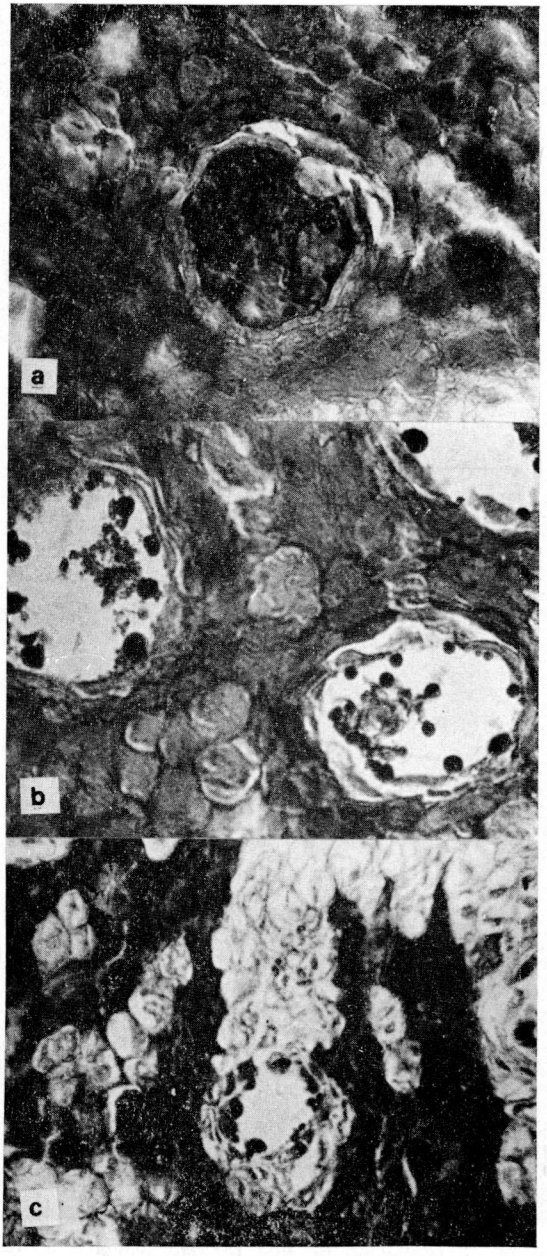

FIGURA 5. Formación de canales resiníferos esquizolisígenos. a, se observan las células centrales y la vaina de células parenquimáticas; b, ha ocurrido lisis de las células centrales; c, nótese la ubicación de los sacos taníferos (con coloración oscura). a y b x 400, c x 240.

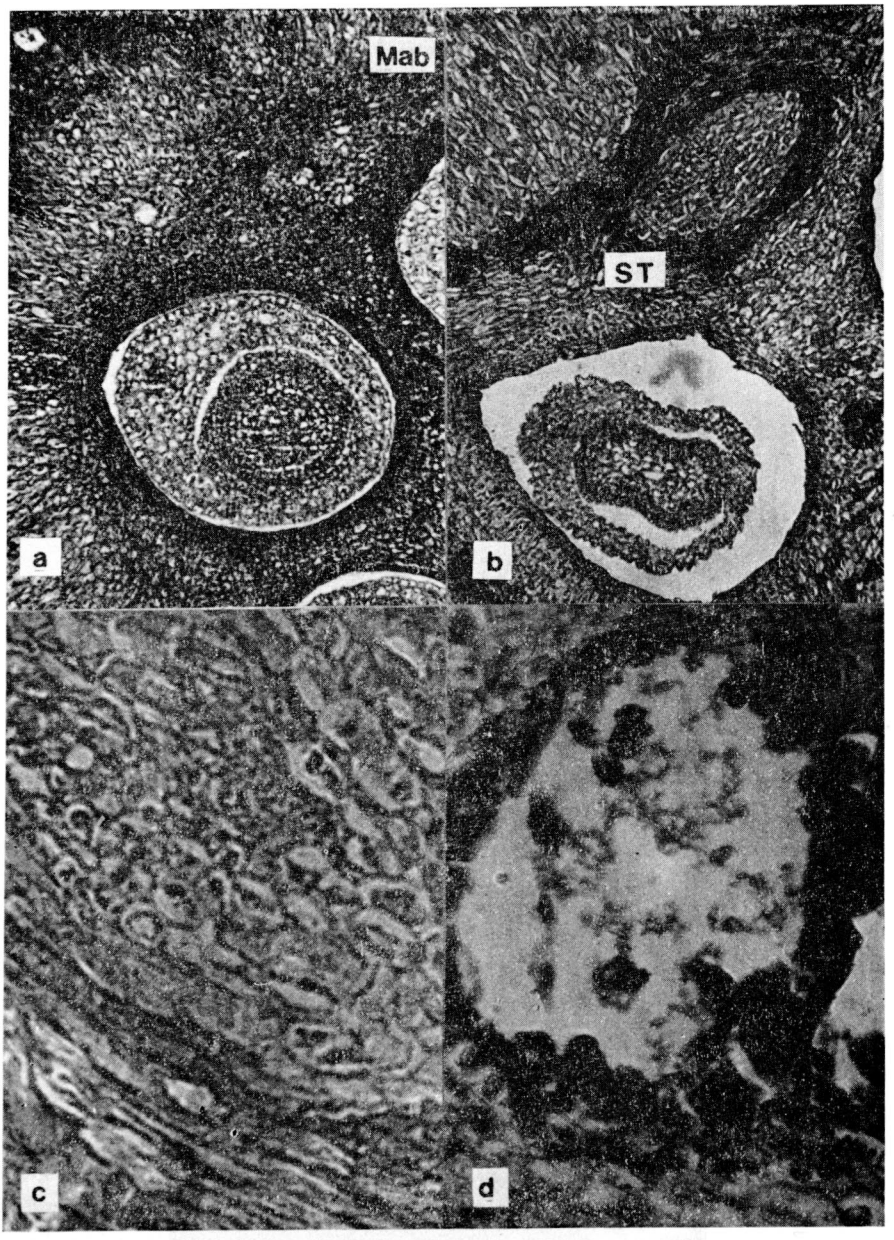

FIGURA 6. Etapas de la formación de una cavidad lisígena. a, fruto de 2 mm de diámetro, frente a los septos el meristemo adaxial (Mab) delimita la zona de la futura cavidad; b, en un fruto de 4 mm de diámetro la zona de la futura cavidad está rodeada por sacos taníferos (ST); c, detalle de las células secretoras antes de experimentar lisis; d, detalle de la cavidad secretora. a y b x 100, c y d x 400.

Los haces conductores ventrales se ordenan en un círculo que encierra células de parénquima y están rodeadas por células ricas en taninos.

Estadio 4. Fruto de 0.4-1.9 cm de diámetro.

En un fruto de 4 mm (Fig. 1 a) puede considerarse definido el patrón estructural del fruto, una drupa, formada por una zona externa, futuro exocarpio, originada a partir de las células derivadas de las divisiones de la epidermis y capas subepidermales externas; una zona media, futuro mesocarpio, originada a partir de las células derivadas de las divisiones de las células de parénquima y una zona interna, futuro endocarpio, originada a partir de las células derivadas del meristemo adaxial.

En la epidermis externa se observan estomas elevados anomocíticos que no tienen una ordenación especial.

Innumerables haces conductores se distribuyen irregularmente en la zona más interna del futuro mesocarpio, cada haz está rodeado parcialmente por células pequeñas, con citoplasma abundante, las que en el fruto maduro forman las fibras del casquete o vaina del haz conductor.

Desde el estadio anterior el meristemo adaxial ha delimitado en los septos varios estratos celulares (Fig. 6 b), que no se han dividido, aunque aumentaron el citoplasma (Fig. 6 c); estas células sufren lisis y forman grandes cavidades secretoras (Fig. 6 d).

En conjunto, las células formadas por el meristemo adaxial semejan vistas en la sección transversal del fruto, una estrella con 5-7 brazos, los más desarrollados se sitúan frente a los lóculos.

La epidermis interna produjo dos estratos celulares (Figs. 8 a y 8 b), el estrato interno se divide en sentido anticlinal (Fig. 8 c) y constituirá la epidermis interna del fruto. Las células subepidermales se polarizan, se alargan periclinalmente y se dividen en la misma dirección (Fig. 8 d).

En un fruto de 8 mm de diámetro las células de la parte interna del mesocarpio muestran en sus paredes grandes puntuaciones simples, circulares, que en el transcurso del desarrollo del fruto adquieren tamaño considerable y permiten que las células se adapten al crecimiento del fruto.

Las células que conforman los brazos del endocarpio continúan dividiéndose y alargándose, son muy ricas en protoplasto. Evidencian el "parquetry pattern", es decir, se observan paquetes de células que proceden de una misma célula madre (Fig. 7 c). Las células de una capa dada están en parte paralelas a la capa anterior y en parte se cruzan con ellas formando una red que da resistencia al tejido, secciones transversales muestran células cortadas tanto transversal como longitudinalmente (Fig. 7 d). Un comportamiento similar fue observado en el endocarpio del café por Roth y Lindorf (1972).

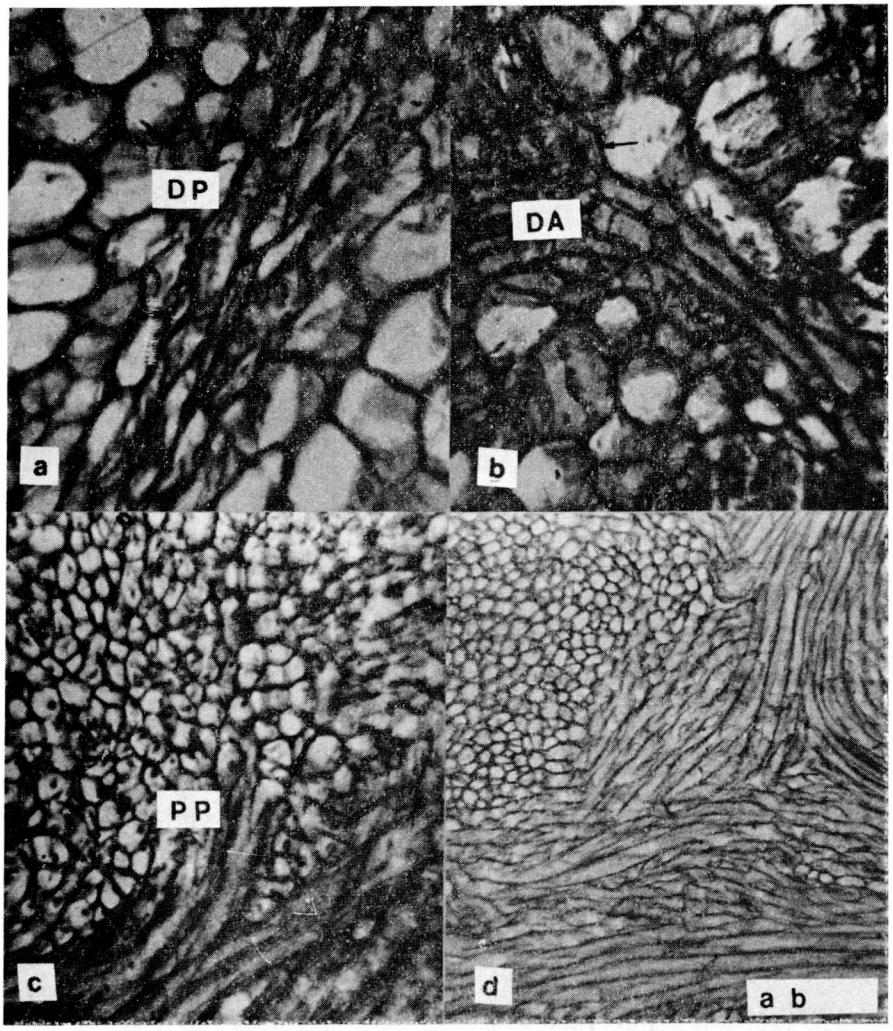

FIGURA 7. a, las células del parénquima se dividen en dirección periclinal (DP) para formar el meristemo adaxial; b, algunas se dividen en dirección anticlinal (AD); c, en un fruto de 8 mm de diámetro, se observa en el endocarpio el conjunto de células producidas por una misma célula inicial (PP); d, las células producidas por el meristemo adaxial muestran diferente orientación. a y b x 400, c y d x 100.

No hay variaciones en el comportamiento de la epidermis y capas hipodermales internas, pero las células de parénquima en contacto con las células hipodermales acumulan uno o dos cristales de oxalato por célula (Fig. 8 e).

El aumento de tamaño del fruto proviene de las divisiones y subsiguiente crecimiento de las células del mesocarpio interno y el endocarpio, mientras que el incremento del mesocarpio externo y la hipodermis externa ha sido muy reducido; estas regiones, al igual que la epidermis externa, sólo se han dividido en dirección anticlinal y sus células se alargaron tangencialmente para seguir el crecimiento en dilatación del fruto.

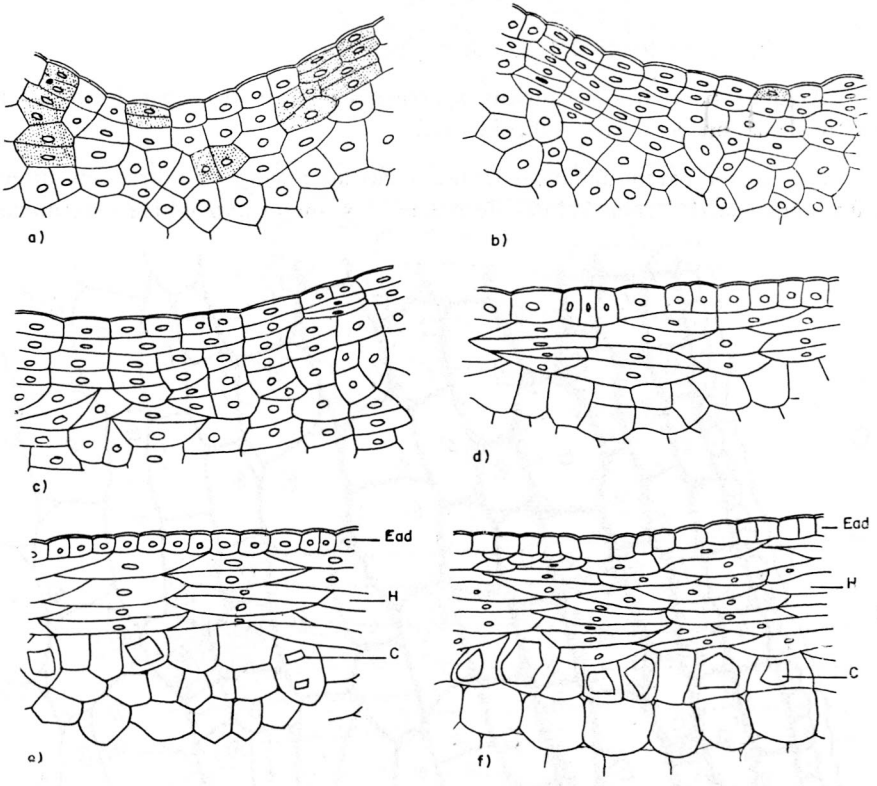

FIGURA 8. Formación del endocarpio. a, la epidermis interna del ovario presenta divisiones anticlinales; b, en un fruto de 1 mm de diámetro se divide en sentido anticlinal y periclinal; c, en un fruto de 2 mm de diámetro el estrato interno se divide anticlinalmente (origina la epidermis interna del fruto); d, en un fruto de 4 mm de diámetro las células subepidermales se alargan y dividen periclinalmente; e, las células de parénquima en contacto con la hipodermis forman cristales de oxalato de calcio; f, en un fruto de 1.2 cm de diámetro la hipodermis alcanzó el número definitivo de capas celulares. x 500.

En un fruto de 1.2 cm de diámetro decrece la actividad mitótica en el endocarpio y en el mesocarpio interno, las células del endocarpio se alargan, sus paredes se engrosan, se hacen evidentes punteaduras simples y luego disminuye su contenido protoplasmático.

En los haces conductores de mayor tamaño, localizados frente a los lóculos, ha avanzado la diferenciación de los elementos del metaxilema, las paredes celulares comienzan a lignificarse. La maduración de las fibras del casquete protector es la más lenta, en ellas persiste la división celular.

Los cristales de la capa de parénquima vecina a la hipodermis interna alcanzan tal tamaño que llenan casi por completo el lumen celular (Fig. 8 f).

Estadio 5. Fruto de 2.0-2.5 cm de diámetro.

Algunas porciones periféricas aparecen cubiertas de súber formadas a partir de la primera capa subepidermal.

Las capas parenquimáticas subestomáticas pueden dividirse en dirección tangencial y formar células de relleno, las que al expandirse determinan

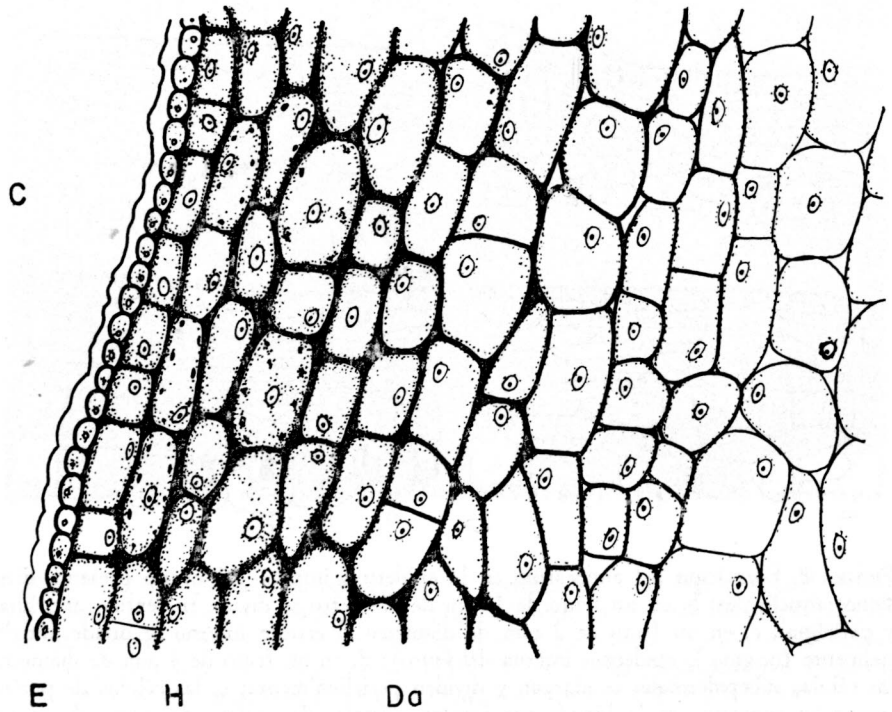

FIGURA 9. En un fruto de 2 cm de diámetro la epidermis externa muestra una cutícula gruesa. La hipodermis se divide aun en sentido anticlinal (Da). x 400.

que el estoma se abra y que las células de guarda se coloquen al mismo nivel de las demás células epidérmicas. La proliferación de las células de relleno ocasiona finalmente la ruptura de la epidermis y la conformación de lenticelas.

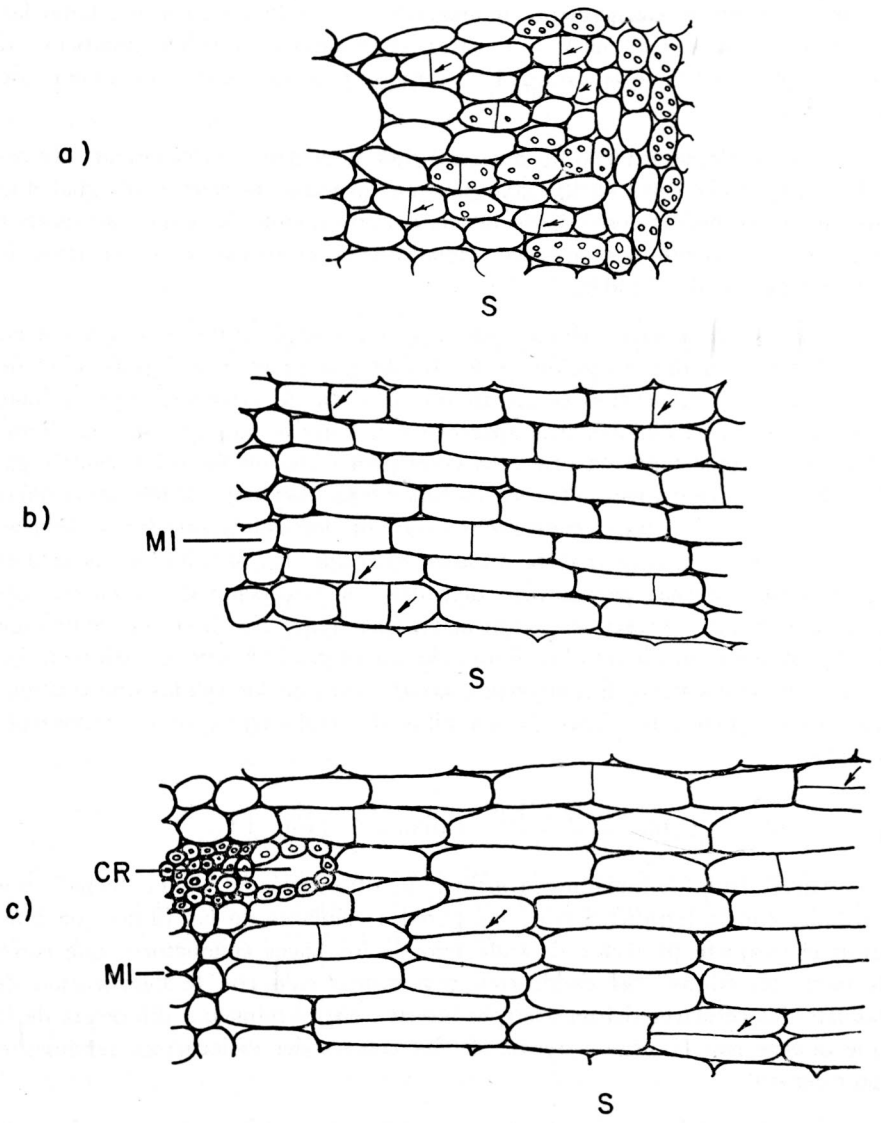

FIGURA 10. Formación del sarcocarpio (mesocarpio externo). Las células en contacto con el mesocarpio interno se alargan anticlinalmente y se dividen en sentido periclinal; b, el alargamiento de las células contribuye a la formación de espacios intercelulares; c, algunas células presentan división anticlinal. x 100.

La pared externa de las células de la epidermis adaxial presenta una cutícula gruesa, las células adquieren contornos redondeados a manera de papilas. Las células de la hipodermis externa aun se dividen en dirección anticlinal (Fig. 9). Esta capa logra seguir el ritmo del crecimiento en dilatación mediante el alargamiento tangencial de las células; en este estadio las paredes celulares comienzan a mostrar engrosamientos colenquimáticos, al tiempo que disminuye la cantidad de taninos y se incrementa el número de cloroplastos.

El mesocarpio externo no muestra gran incremento en el número de células (Fig. 1 e), éstas se han alargado en dirección periclinal, al igual que los canales de resina, como consecuencia del crecimiento del fruto; los taninos son menos frecuentes y se aprecia al igual que en el exocarpio, la aparición de algunos granos de almidón.

Cuando la división celular cesa en el mesocarpio interno, se acelera en el endocarpio la diferenciación de los tejidos; el proceso de lignificación de las células del endocarpio comienza por la capa de cristales, cuyas células parenquimáticas isodiamétricas aparecen con paredes más gruesas. La lignificación prosigue tanto en dirección centrípeta como en dirección centrífuga. En dirección centrípeta interesa la hipodermis adaxial, donde las células presentan paredes muy engrosadas, con numerosas punteaduras simples cuyos canales son muy visibles y lumen estrecho; las paredes de las células epidérmicas internas permanecen delgadas con excepción de la pared tangencial externa y presentan lignificación incipiente. En dirección centrífuga la lignificación incide en las fibras de esclerénquima que constituyen los brazos del endocarpio. Sin embargo, no alcanza aún las células que configuran los casquetes de fibras de los hilos del endocarpio, ni el mesocarpio interno.

Estadio 6. Fruto de 2.5 cm de diámetro (Fig. 1 f).

En el fruto semimaduro concluye la diferenciación de la "pepa", por un lado, con la lignificación de las paredes celulares de las fibras que integran el casquete protector de cada uno de los haces conductores que constituyen "las fibras" del endocarpio y por otro lado con la lignificación de las paredes celulares del mesocarpio interno, cuyas células, a diferencia de lo que ocurre con la gran mayoría de las células del endocarpio, retienen el protoplasto.

En este estadio comienza también el proceso de diferenciación de la parte comestible del fruto, es decir, del mesocarpio externo. Sus células son muy ricas en almidón; en primera instancia se alargan en dirección radial, luego reanudan la actividad mitótica y se dividen en sentido periclinal (Fig. 10 a).

Ya antes de alargarse el eje longitudinal de las células, se orienta paralelamente a la superficie del fruto (Fig. 10 a). El alargamiento y la división celular comienza en la parte interna del mesocarpio externo o sarcocarpio, es decir, en las cercanías del mesocarpio interno y prosigue en dirección centrífuga. Este fenómeno fue observado tambien en café por ROTH & LINDORF (1971 b).

Al alargarse las células en dirección radial adquieren forma ovalada, lo que ocasiona la aparición de espacios intercelulares (Fig. 10 b). Algunas células se dividen en dirección anticlinal, con lo cual aumenta el diámetro del fruto (Fig. 10 c). Cuando termina el alargamiento, las células han incrementado diez veces el tamaño original (Fig. 10 b). A medida que las células se alargan, el almidón se transforma en azúcares, proceso que avanza en dirección centrífuga; los cloroplastos evolucionan en cromoplastos y la vacuola central gana leucoantocianidinas, el fruto adquiere paulatinamente coloración amarilla. Los canales resiníferos están localizados en los límites con el exocarpio y en frutos de 2 cm de diámetro se alargan en dirección periclinal (Fig. 11 a).

Como consecuencia del alargamiento de las células del mesocarpio externo, los canales son estirados en dirección radial, sus células se dividen y se alargan en la misma dirección (Fig. 10 c).

Entre tanto termina la división celular en el exocarpio. Las células de las capas hipodermales se alargan en dirección periclinal y simultáneamente se engrosan, como es característico de la diferenciación del colénquima (ESAU, 1972, 1977). Las células de la primera capa hipodermal llevan drusas de oxalato de calcio, las restantes células de la hipodermis son muy ricas en almidón y al igual que las del mesocarpio externo presentan cromoplastos y acumulan leucoantocianidinas.

Una zona de transición separa el exocarpio del mesocarpio externo. Las células de esta zona aumentan gradualmente de tamaño hacia el interior del fruto, mientras sus paredes se tornan poco a poco más delgadas; llevan almidones, cromoplastos y leucoantocianidinas. Esta capa en el fruto maduro, permite que se separe manualmente el epicarpio o cáscara.

La epidermis adaxial presenta una cutícula de espesor considerable, la cual en sección transversal (Fig. 11 a), aparece mayor que el lumen celular; las células carecen de almidón, contienen carotenos y leucoantocianidinas; la pared externa es gruesa, mientras que las restantes permanecen delgadas.

Estadio 7. Fruto maduro (Fig. 1 g).

En el fruto maduro son visibles en la parte apical 4 o 5 cicatrices correspondientes a los sitios donde se unían los estilos al ovario. El fruto es de

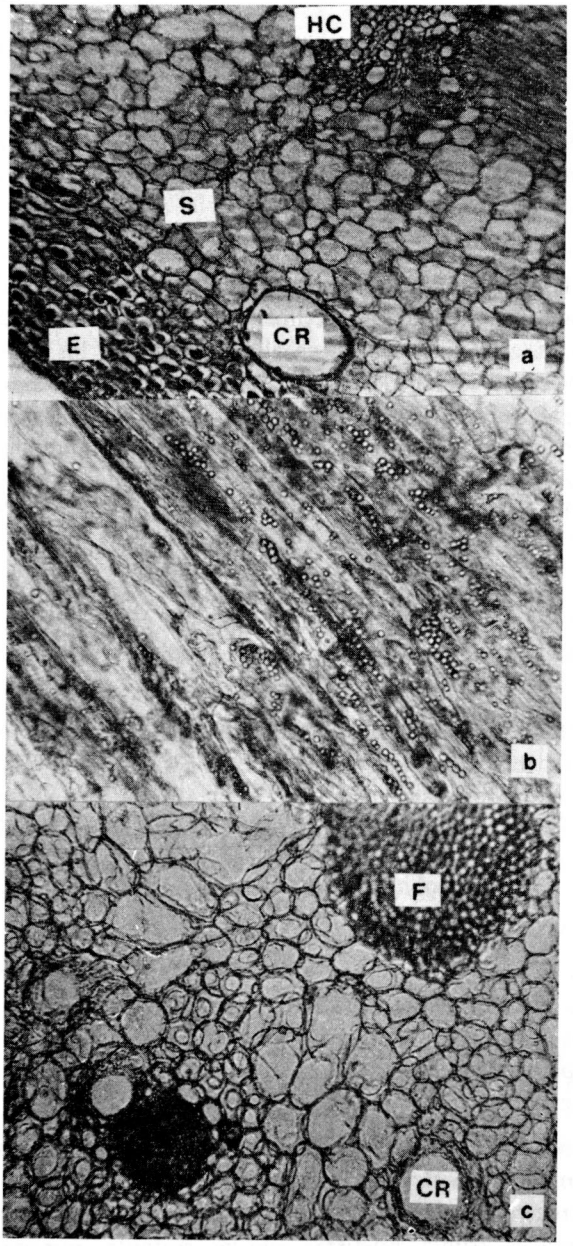

FIGURA 11. a, fruto de 2.5 cm de diámetro, las células del sarcocarpio y los canales de resina tienen su diámetro mayor paralelo a la superficie del fruto; b, en el fruto maduro las células del sarcocarpio llevan almidones y están alargadas radialmente; c, en el fruto maduro las células del mesocarpio interno tienen grandes punteaduras circulares. F = fibras del casquete de un haz conductor, CH = canal de resina x 100, b y c x 400.

color amarillo o amarillo anaranjado y su fragancia aumenta a medida que avanza el proceso de maduración.

El exocarpio es suave, sin embargo, puede presentar peridermis en pequeñas manchas o zonas grandes que alteran su consistencia. Las células epidérmicas son pequeñas, vistas de frente presentan forma poliédrica, paredes muy gruesas y gran vacuola central ocupada por leucoantocianidinas. En la sección transversal aparecen como pequeñas papilas recubiertas por una cutícula gruesa. Los estomas rodeados por células distribuidas radialmente, se encuentran en número de 4 por mm^2. Las 12-15 capas hipodermales presentan células con engrosamientos colenquimáticos, cuyo tamaño aumenta hacia el interior del fruto.

Persisten las drusas de las primeras capas subepidermales, el almidón aunque en menor cantidad que en el fruto semimaduro.

Las dos zonas del mesocarpio se distinguen sin dificultad. El mesocarpio externo o sarcocarpio es la parte comestible del fruto, tiene alrededor de 6 mm de ancho, sus células están asociadas formando una especie de empalizada (Fig. 11 b), con la maduración las sustancias pécticas que constituyen la lámina media son liberadas, lo que trae como consecuencia que las células se separen; al separarse las células adquieren contornos ondulados. El paso de almidón a azúcares aumenta la presión osmótica de modo que muchas células se rompen, lo que ocasiona que el fruto se ablande y se torne jugoso. En el jugo es posible reconocer fragmentos de células y granos de almidón (Figs. 12 a y 12 b), éstos a semejanza de los del mango, pueden ser simples o compuestos; disminuyen en cantidad hacia el interior del fruto. Los canales resiníferos son abundantes y se localizan en la zona limitante con el exocarpio. A diferencia de lo que sucede con el fruto del mango, los haces conductores no interesan la porción comestible del fruto, ésta se encuentra libre de "fibras" del endocarpio.

El análisis químico de la porción comestible del fruto maduro pone de manifiesto la presencia de gran cantidad de taninos y ausencia de alcaloides, saponinas, sesquiterpenlactonas y cardiotónicos, al igual que la presencia de esteroles en poca cantidad.

Sobre la palatabilidad del fruto influyen su pH bajo (5.65), la presencia de resinas y taninos en alta cantidad que le confieren sabor ácido y astringente, muy apetecido por los cerdos, de aquí el nombre de "hog plum" (KENNARD & WINTERS, 1960) con que también se conoce el fruto de *Spondias mombin*. Según CROAT (1974 a) los jobos son consumidos por roedores como el agutí *(Dasyprocta punctata)*, al igual que tapires *(Tapirus bairdii)*,

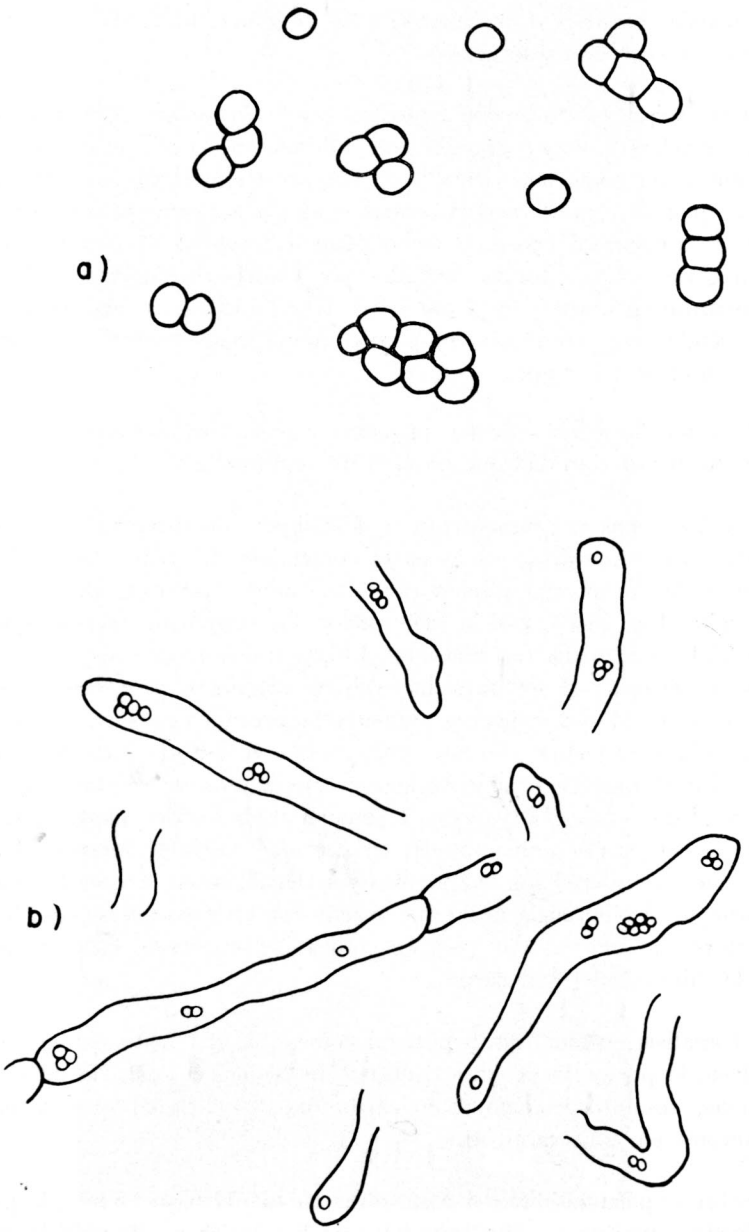

FIGURA 12. a, en el jugo aparecen granos de almidón simples o compuestos; b, las células están separadas y algunas rotas. a x 400, b x 100.

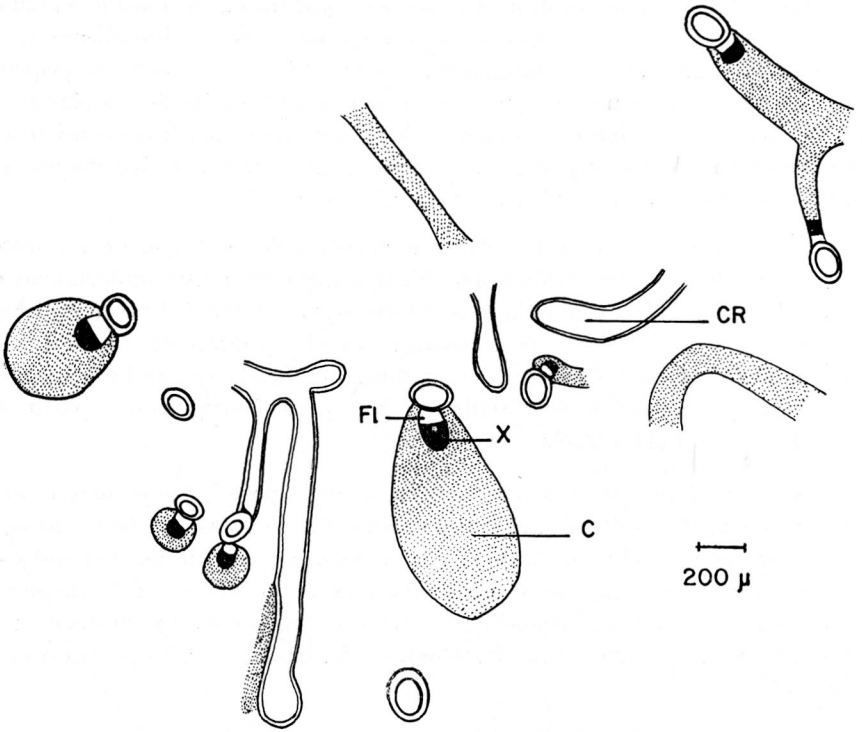

FIGURA 13. En el mesocarpio interno del fruto maduro las "fibras" del endocarpio están dispersas. Fl = floema, X = xilema, CR = canal resinífero, C = casquete de fibras de un haz conductor.

coatíes *(Nasua narica)* y monos como mono de cara blanca *(Cebus capucinus)*.

El consumo humano del fruto es relativamente poco, sería conveniente dada la gran cantidad de frutos que se producen en épocas de cosecha buscar su utilización en la fabricación de conservas, vinos, licores como según CAVALCANTE (1976) sucede en la Amazonia. Ya ROMERO CATAÑEDA (1961) mencionaba las posibilidades de elaboración de jugo por parte de las empresas de enlatados, pero hastą la fecha el fruto no ha sido usado con fines industriales. CIVETTA & RODRÍGUEZ (1980) estudiaron el posible aprovechamiento de *Spondias purpurea* en la elaboración de conservas y encurtidos; son aconsejables trabajos similares con los frutos de *S. mombin*.

La pulpa del jobo puede estar parasitada por larva de la mosca *Anastrepha* sp., lo que limita su utilidad, anotado por KENNARD & WINTERS (1960).

Las células del mesocarpio interno son poliédricas, de tamaño variable, con paredes delgadas lignificadas, su característica más sobresaliente es la presencia de grandes punteaduras circulares (Fig. 11 c), con un pequeño reborde de pared secundaria que permite que áreas amplias de citoplasma de las células vecinas estén en contacto y den a esta parte del fruto consistencia semejante a la de una esponja. En el mesocarpio interno se distribuyen, sin orden aparente, las "fibras" del endocarpio (Fig. 13).

El endocarpio es la parte más característica de la drupa, de los frutos de las especies del género *Spondias*. Sin embargo, no existe uniformidad en el uso de este término. Para algunos autores como SHAW & FORMAN (1968) y CROAT (1974 a, 1974 b) el endocarpio es el conjunto de los derivados del meristemo adaxial, es decir, la masa dura, lignificada, que rodea los lóculos y el parénquima en que se distribuyen las "fibras", originado a partir del mesófilo de la hoja carpelar.

A este conjunto se le denomina comúnmente "pepa". Sin embargo, otros autores, como HILL (1937), citado por SHAW & FORMAN (1968), distingue entre endocarpio y el mesocarpio donde se localizan las "fibras" del endocarpio. En el presente estudio se considera más apropiado hacer la distinción entre endocarpio y mesocarpio interno, teniendo en cuenta que difieren en su origen y en sus características histológicas, de acuerdo con lo propuesto por HILL (1937).

La estructura histológica del endocarpio es compleja, ya que está formado por tres tipos de células: fibras, esclereidas, parénquima; incluye además la epidermis interna y los haces conductores (Fig. 14).

La epidermis interna está compuesta por células que en la sección transversal aparecen rectangulares y alargadas en dirección periclinal, su pared tangencial externa es muy gruesa y está cubierta por una cutícula conspicua, la lignificación es insipiente; sus células retienen el protoplasto y acumulan pequeñas cantidades de aceite. Vistas de frente, aparecen de forma irregular, con algunas ondulaciones que permiten el contacto más íntimo de las células entre sí.

La hipodermis consta de 7 a 10 capas de células fusiformes, con su eje mayor paralelo a los lóculos, en sus paredes fuertemente engrosadas son visibles punteaduras simples, su lumen es estrecho y carecen de citoplasma. Es posible encontrar algunas fibras hipodermales con una orientación diferente, por lo general, en sentido contrario al mencionado.

El tejido septal vecino a las fibras de la hipodermis está conformado por esclereidas producidas por esclerosis secundaria de células de parénquima. Las paredes de estas células son tan gruesas que llenan casi por

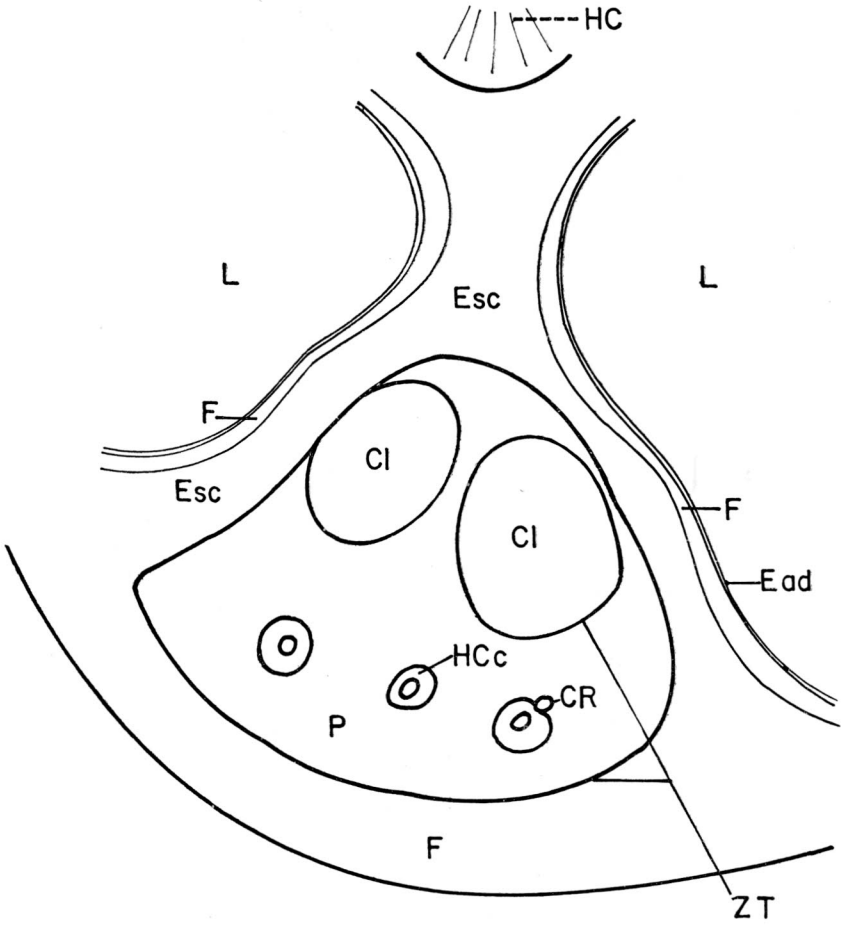

FIGURA 14. Zonificación histológica del endocarpio del fruto maduro. HC = haz conductor, L = lóculo, Esc = esclereidas, F = fibras, CL = cavidad lisígena, Ead = epidermis adaxial, HCc = haz conductor colateral, P = parénquima, Zt = zona de taninos. x 32.

completo el lumen celular; los canales ramificados de las punteaduras simples se unen con los de las células vecinas, carecen de protoplasto, aun cuando puede observarse tanino en el lumen de algunas esclereidas. El parénquima de los septos está limitado por 3 o 4 estratos de células con alto contenido de taninos, las paredes celulares de las células del parénquima se parecen a las del mesocarpio interno por presentar punteaduras circulares y estar lignificadas. Dentro de este parénquima se localizan las cavidades lisígenas de secreción de contorno circular u ovalado, vistas en sección trans-

versal y de tamaño variable. El diámetro mayor observado midió 900 μ. Los haces conductores de esta región son los únicos anficribales, llevan en el floema uno o más canales resiníferos.

Las fibras conforman un anillo que puede interrumpirse parcialmente y del cual se desprenden de 7 a 10 brazos, de modo que en la sección transversal el anillo y sus ramificaciones semejan una estrella. Los brazos se extienden a todo lo largo del fruto, de ellos se desprenden numerosas "fibras". Las fibras que conforman el anillo miden cerca de 1.400 μ de largo por 20 μ de ancho, la pared tiene 6 μ de ancho y el lumen celular 8 μ. Cada uno de los "hilos" o "fibras" del endocarpio, lleva un haz conductor colateral con traqueidas escalariformes o reticuladas y un canal resinífero en el floema. Estos canales pueden ramificarse y alejarse un poco del floema. Un casquete de fibras lignificadas de lumen estrecho y carentes de protoplasto recubre parcialmente cada uno de los haces conductores. Las "fibras" del endocarpio varían en grosor, y se distribuyen en el mesocarpio interno sin orden aparente.

En la parte central del fruto hay un gran haz conductor (Fig. 14), formado por los haces ventrales de los carpelos. Los elementos conductores de este haz central se disponen en filas radiales. En el xilema se observan tráqueas, fibras y parénquima. Las células de la zona cambial son pequeñas y rectangulares. En el floema, además de los elementos cribosos, se observa gran cantidad de parénquima con taninos. El haz conductor está rodeado por varias capas de células con taninos.

Según JENSEN (1976), el díptero *Amblyserus spondulus,* consume las semillas una vez que éstas han sido dispersadas. La presencia de este predador, junto con el escaso número de semillas que se producen por fruto, determinan la baja propagación por semillas. De acuerdo con CROAT (1974 a, 1974 b), los frutos serían transportados y almacenados por algunos mamíferos frugívoros y que después de ser consumidos, los endocarpios, "pepas", permanecen por gran parte del año cerca a los sitios de almacenamiento sin germinar; igual sucede con los endocarpios que dejan debajo de los árboles productores.

DE LA MENSBRUGE (1966) estudió la germinación de las semillas de *Spondias mombin* y encontró que los porcentajes de viabilidad oscilan entre un 20-30%, y al cabo de 3 meses o aún hasta 2-3 años después de la siembra.

PERIODOS DE CRECIMIENTO

ROTH (1977) reconoce en las drupas tres períodos de crecimiento, en los que alternan, por una parte, el desarrollo del sacocarpio o porción co-

mestible con el del endocarpio y, por otra parte, el desarrollo del pericarpio con el del embrión.

En el proceso de crecimiento del fruto de *Spondias mombin* se puede comprobar la existencia de los tres períodos.

Primer período. Abarca desde el ovario hasta antes de iniciarse el proceso de lignificación. Se caracteriza por una alta actividad mitótica y el subsiguiente alargamiento de las células del pericarpio, mientras que el embrión se desarrolla poco. El endocarpio es la parte que más se desarrolla.

Comprende los siguientes estadios:

Estadio 1. Ovario a partir del momento de la fertilización.

Estadio 2. Fruto de 1-1.9 mm de diámetro. El fruto adquiere contorno circular.

Estadio 3. Fruto de 2-3.9 mm de diámetro. Se conforman el meristema abaxial, el meristemo adaxial y el anillo meristemático.

Estadio 4. Fruto de 4 mm-7.9 cm de diámetro. Se define el patrón estructural del fruto.

Sub-estadio 1. Fruto de 8 mm de diámetro, aparece la capa de cristales.

Sub-estadio 2. Fruto de 1.2 mm de diámetro, decrece la división celular en el endocarpio.

Durante este período, el fruto aumenta de tamaño y gana peso, los lóculos crecen, no así el embrión. Es el período de mayor duración.

Segundo período. Tiene lugar la lignificación de la mayor parte del endocarpio, el comienzo de la lignificación del mesocarpio interno y la aceleración del desarrollo del embrión. Es el período de menor duración y comprede un solo estadio.

Estadio 5. Fruto de 2 cm de diámetro, se lignifica el endocarpio. Durante este período disminuye la rata de crecimiento del fruto y se incrementa la del embrión. Aparece el almidón.

Tercer período. Ocurre la diferenciación del mesocarpio externo o sarcocarpio.

Comprende dos estadios:

Estadio 6. Fruto de 2.5 cm de diámetro, comienza la división celular en el sarcocarpio.

Estadio 7. Fruto maduro, el fruto colorea, ablanda y se vuelve jugoso. Durante este período se incrementa la rata de crecimiento del fruto.

DISCUSION Y CONCLUSIONES

El proceso de la formación del fruto dura de 4 a 5 meses, no obstante el elevado número de flores por inflorescencia, cerca de mil, apenas se forman alrededor de 30 frutos.

Entre los factores que afectan la formación de frutos están, además, del tipo de polinización: el polen estéril producido por las flores femeninas, el alto número de flores masculinas que sólo llevan carpelodios. Factores similares han sido mencionados por León (1968) como causa de un fenómeno parecido en mango.

El fruto, no obstante estar formado por cinco carpelos, muestra las características propias de una drupa o sarcoesclerocarpo indehiscente, tales como un endocarpio lignificado rodeado por una parte comestible. También otras especies del género *Spondias* forman frutos en drupa (Airy-Shaw & Forman, 1968).

En el desarrollo del fruto se distinguen 7 estadios caracterizados por cambios tanto anatómicos como funcionales. A partir de un ovario estructural sencillo, se llega mediante división y diferenciación celular a la configuración de un fruto especializado y complejo histológicamente. Los siete estadios determinados como uno de los resultados del presente estudio, se pueden agrupar en los tres períodos de crecimiento que distingue Roth (1977) en el desarrollo de las drupas. Como es propio de las Anacardiáceas los canales de resina se forman en el floema, en este fruto, mientras los canales propios de las "fibras" del endocarpio siempre están asociados con el floema, los canales del sarcocarpio son separados de él por varias capas de células producidas durante la diferenciación de la parte comestible, lo que ocasiona ausencia de haces conductores en el sarcocarpio.

En este trabajo se hizo la distinción entre mesocarpio externo o sarcocarpio, es decir, la parte comestible del fruto, y mesocarpio interno, o sea, la zona donde se distribuyen las "fibras" del endocarpio y que junto a él hace parte de la "pepa" o unidad de dispersión de las semillas. La zonificación se apoya en el origen común de estas dos zonas, es decir, el mesófilo del carpelo. Además en otras drupas como el mango, las fibras del endocarpio siempre se alojan en el mesocarpio.

En *Spondias mombin* la protodermis interna se divide en dirección periclinal; luego de las capas producidas, la interna se divide en sentido anti-

clinal y posteriormente se diferencia en la epidermis interna o adaxial del fruto; comportamiento reportado para *Anacardium occidentale* por ROTH (1974).

AGRADECIMIENTOS

Expreso mi agradecimiento al Dr. LUIS E. MORA por la orientación, lectura crítica del manuscrito y por las fotografías que acompañan este trabajo. A las profesoras CONSTANZA DE HAKSPIEL y MARTHA DE VALENCIA por su colaboración. Al dibujante GERMÁN LÓPEZ y al microtecnista RAMÓN FERNÁNDEZ.

BIBLIOGRAFIA

AIRY-SHAW, H. K. & L. L. FORMAN. 1968. The genus *Spondias* L. (Anacardiaceae) in tropical Asia. Kew Bulletin, **21**: 1-21.

CAVALCANTE, P. B. 1976. Frutas comestiveis da Amazonia. Ed. Habid Fraiha Neto. Belém-Pará. Brasil.

CROAT, T. B. 1974a. A reconsideration of *Spondias mombin* L. (Anacardiaceae). Ann. Miss. Bot. Gard., **61**: 483-490.

— 1974b. A case for selection for Delayed Fruit Maturation in *Spondias* (Anacardiaceae). Biotropica, **6**: 135-137.

DE CIVETTA, L. A. & M. E. RODRÍGUEZ. 1980. Estudio preliminar de la ciruela calentana *(Spondias purpurea)* y su posible aprovechamiento en la elaboración de dos tipos de conservas. Frutas Tropicales, **4**: 61-84.

DE LA MENSBRUGE, G. 1966. La germinación et les plantules des essences arborees de la Foret dense humide de la Cotte D'ivoire. Centre Technique Forestier Tropical. Nagent-Sur-Marne (Seine), France.

DE LOZANO, N. 1986. Contribución al estudio de la anatomía floral y de la polinización del Jobo (*Spondias mombin* L.). En prensa.

ENGLER, A. 1896. Anacardiaceae: Anatomisches Verhalten. Die Naturlichen Pflanzenfamilien Bd. III. T. v.: 139-140. Leipzig.

ESAU, K. 1972. Anatomía Vegetal. Ed. Omega. Barcelona.

— 1977. Anatomy of the seed plants. John Wiley and Sons. New York.

JANZEN, D. H. 1976. Two patterns of pre-dispersal seed predation by insects on Central American deciduos forest trees. In Tropical Trees Variations. Press New York.

KENNARD, W. C. & H. F. WINTERS. 1960. Some fruits and Nuts for the Tropics. Agricultural Research Service United States Departament of Agriculture Federal Experiment Station in Puerto Rico. Mayagüez.

ROMERO C., R. 1961. Frutas silvestres de Colombia, **1**. Ed. San Juan Eudes. Bogotá.

— 1985. Frutos silvestres del Chocó. Instituto Colombiano de Cultura Hispánica, Bogotá.

ROTH, I. 1965. Microtecnia Vegetal. Escuela de Biología, Facultad de Ciencias, Universidad Central de Venezuela. Caracas.

— 1974. Desarrollo y estructura anatómica del Merey (*Anacardium occidentale* L.). Acta Bot. Venez., **9**: 197-233.

— 1977. Fruits of Angiosperms. Encyclopedia of Plant Anatomy. Gebrüder Borntraeger. Berlín.

ROTH, I. & I. CLAUSNITZER. 1972. Desarrollo y anatomía del fruto y de la semilla de *Carica papaya* L. (Lechosa). Acta Bot. Venez., **7**: 187-206.

ROTH, I. & H. LINDORF. 1971a. Desarrollo y anatomía del fruto y de la semilla de *Theobroma cacao*. Acta Bot. Venez., **6**: 261-295.

— 1971b. Anatomía y desarrollo del fruto y de la semilla del café. Acta Bot. Venez., **6**: 197-239.

— 1972a. Anatomía y desarrollo del fruto y de la semilla de *Achras zapota* L. (Níspero). Acta Bot. Venez., **7**: 121-141.

— 1972b. Desarrollo y anatomía del fruto y de la semilla de *Citrus*. Acta Bot. Venez., **7**: 163-186.

VALENCIA, M. 1986. Anatomía del fruto de la uchuva (*Physalis peruviana* L.). Acta Biol. Col., **1**: 63-89.